



MASOVNA IZUMIRANJA I BIORAZNOLIKOST

MASS EXTINCTIONS AND BIODIVERSITY

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno - matematički fakultet
Biološki odsjek

Autor: Valentin Facko

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan
Franjević

Prediplomski studij Znanosti o okolišu
Undergraduate course in Environmental
Sciences

Sadržaj

1. Uvod.....	2
2. Općenito o izumiranjima.....	2
3. Izumiranje krajem ordovicija.....	3
3.1. Svijet u vrijeme ordovicija	4
3.2. Kasno – ordovicijska glacijacija	4
3.3. Izumiranje.....	5
3.4. Posljedice izumiranja	6
4. Izumiranje u kasnom devonu	7
4.1. Svijet u vrijeme devona.....	8
4.2. Uzroci izumiranja.....	9
4.3. Posljedice izumiranja	10
5. Izumiranje krajem perma	11
5.1. Svijet u vrijeme perma	11
5.2. Uzroci izumiranja.....	12
5.3. Posljedice izumiranja	14
6. Izumiranje krajem trijasa	15
6.1. Svijet u vrijeme trijasa.....	15
6.2. Uzroci izumiranja.....	16
6.3. Posljedice izumiranja	17
7. Izumiranje krajem krede	18
7.1. Svijet u vrijeme krede	18
7.2. Uzroci izumiranja.....	19
7.3. Posljedice izumiranja	20
8. Zaključak.....	22
9. Literatura.....	23
10. Sažetak	25
11. Summary	25

1. Uvod

Velika većina organizama koji su nastanjivali Zemlju, danas su izumrli. Proces izumiranja organizama dio je prirodnog procesa te je dokumentiran kroz geološki fosilni zapis. Unatoč tome, stopa kojom se izumiranja događaju varira pa se tako pozadinsko izumiranje koje se događa kontinuirano, kad evolucijski mlađi organizmi zamjenjuju starije, razlikuje od perioda masovnih izumiranja koji bi se, prema R. Whiteu, mogli opisati kao izumiranje znatnog dijela svjetske biote u geološki kratkom vremenu. Svaki događaj u prošlosti Zemlje imao je svoju manju ili veću ulogu u definiranju današnjih životnih uvjeta, dok su kataklizmički događaji poput masovnih izumiranja bili prave evolucijske prekretnice.

U nastavku je analiza pet velikih masovnih izumiranja koja su se dogodila u Zemljinoj prošlosti i njihov utjecaj na bioraznolikost. Tih pet izumiranja podrazumijevaju izumiranje krajem ordovicija, izumiranje krajem devona, izumiranje krajem perma, izumiranje krajem trijasa te izumiranje krajem krede.

2. Općenito o izumiranjima

Gledano iz perspektive konzervacijskog biologa, izumiranje bilo kakve vrste ne može imati pozitivan kontekst, jer po definiciji izumiranje podrazumijeva prestanak postojanja određene vrste ili šire sistematske kategorije, čime nestaje i jedinstveni dio genetičke varijabilnosti koji je ta kategorija doprinosila prirodi. No gledano iz dugoročnog stanovišta, kroz geološke ere, izumiranje može imati i zanimljivije učinke na evolucijsku lepezu. Diferenciranim preživljavanjem nasumičnih loza te izumiranjem dominantnih skupina, javlja se prigoda za opstanak nove, postekstincijske zajednice preživjelih. (Jablonski, 2001.)

Masovna izumiranja bitna su za makroevoluciju ne samo zbog oštrog povećanja intenziteta izumiranja preko pozadinskog intenziteta, nego i zbog promjene koje uvode u ekstinkcijsku selektivnost. Te kvantitativne i kvalitativne promjene predstavljaju osnovu za evolucijski oporavak. (Jablonski, 2005.)

Kako bi nam ova pretpostavka bila jasnija treba definirati pojmove „makroevolucija“ i „pozadinsko izumiranje“. Makroevolucija, za razliku od mikroevolucije koja proučava manje adaptivne promjene u frekvenciji alela kod vrste ili populacija, je evolucija promatrana na razmjeru višem ili jednakom sistematskoj razini vrste. (Reznick & Ricklefs, 2009.)

Pozadinsko izumiranje, poznato i pod nazivom normalno izumiranje, odnosi se na standardnu stopu izumiranja kroz geološku i biološku prošlost Zemlje, prije nego što su ljudi postali primarni uzrok izumiranju vrsta. Danas se taj pojam najčešće upotrebljava u usporedbi s

aktualnom stopom izumiranja, kao zorni prikaz alarmantnosti sadašnje stope izumiranja, koja je mnogostruko viša nego u razdobljima ne-izumiranja kroz geološku povijest.

Iako mnogi faktori utječu na preživljavanje vrsta kroz različite ekstinkcijske događaje, uočeno je da je geografska rasprostranjenost među najutjecajnijim. Takva diferencirana izumiranja nameću tzv. „nekonstruktivnu selektivnost“ pri kojoj je preživljavanje neovisno o osobinama organizma, ali nije ni potpuno nasumično. (Jablonski, 2005.)

Osim izumiranja, bitan faktor u određivanju dugoročnih evolucijskih putanja pojedinih vrsta je i evolucijski oporavak. Taj fenomen omogućava nekad marginalnim skupinama priliku za diverzifikaciju, no sami procesi sortiranja tokom intervala oporavka nisu u potpunosti poznati. Opažanje općih pravila preživljavanja, uključujući i nestanak brojnih obrazaca prisutnih u vrijeme pozadinskog izumiranja, dokazuje da proučavanje masovnih izumiranja i perioda evolucijskih oporavaka može znatno pridonijeti razvitku evolucijske teorije. (Jablonski, 2005.)

3. Izumiranje krajem ordovicija

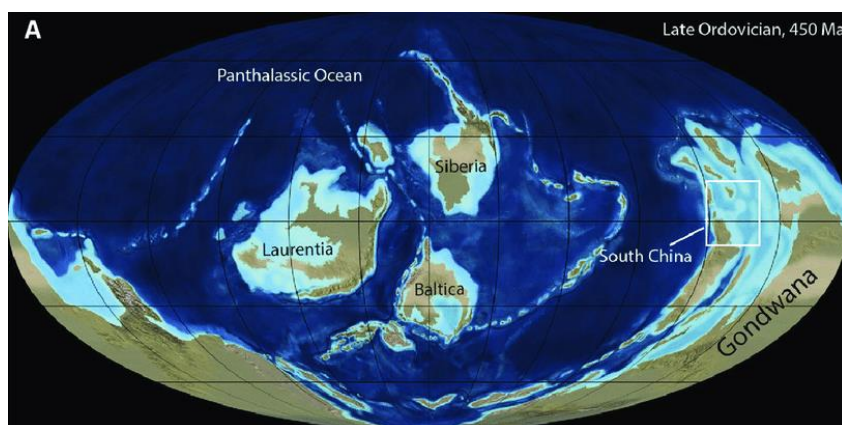
Izumiranje krajem ordovicija predstavlja prvo od pet velikih ekstinkcijskih događaja fanerozoika. Pretpostavlja se da je oko 85% morskih vrsta organizama izumrlo. Uzrok je relativno kratak glacijalni period koji je prouzrokovao dva pulsa izumiranja. Prvi puls se dogodio početkom glacijacije, kada je pad razine mora isušio epikontinentalne morske puteve, što je uzrokovalo pooštavanje klime u niskim i srednjim geografskim širinama te pokrenulo dubokomorske struje koje su osiromašile dubokomorske okoliše i dovele velike količine nutrijenata i toksičnih tvari iz njih na površinu. Nakon prvog pulsa, preživjela fauna se prilagodila novom ekološkom okolišu. (Sheehan, 2001.)

Glacijacija je naglo završila te uzrokovala podizanje razine mora, povratak klime u umjerenu te obustavu dubokomorskih struja. Takva nagla promjena u okolišu je poslužila kao okidač drugog pulsa izumiranja. Drugi puls je obilježio kraj dugog perioda ekološke stagnacije tzv. ekološko – evolucijske jedinice. Oporavak je trajao nekoliko milijuna godina, no rezultirajuća fauna je imala slične ekološke karakteristike kao i izumrla fauna. (Sheehan, 2001.)

Unatoč tome što je po intenzitetu izumiranje krajem ordovicija bilo drugo najjače od pet velikih, ostala izumiranja koja su eliminirala sličan, ili čak manji postotak vrsta organizama su imala veći dugoročni ekološki utjecaj. (Droser, Bottjer, & Sheehan, 1997.)

3.1. Svijet u vrijeme ordovicija

Uvjeti na Zemlji u vrijeme ordovicija su bili poprilično drugačiji od današnjih. Nekoliko kontinentalnih ploča bilo je raštrkano oko ekvatora, dok se superkontinent Gondvana (današnji kontinenti južne hemisfere) približavala južnom polu. Ploče oko ekvatora bile su prekrivene ekstenzivnim epikontinentalnim morima koja nemaju današnji ekvivalent. (sl. 1) Udio CO₂ u atmosferi bio je mnogo veći nego danas, a staklenički su plinovi uzrokovali otprilike 5%-tno zatamnjenje Sunca. Oceane je nastanjivala paleozojska evolucijska fauna, manje raznolikosti od sadašnje evolucijske faune. Zajednice su bile uglavnom epifaunalne, za razliku od današnjih uglavnom infaunalnih. Također, vladali su jednostavniji odnosi u zajednicama; bilo je manje predatora u usporedbi s današnjim zajednicama evolucijske faune. Kambrijska fauna se smanjila tokom procesa poznatog kao ordovicijska radijacija te je postojala uglavnom u okolišima daleko od obale. Moderna evolucijska fauna se tek počinjala razvijati u okolišima blizu obale. (Sheehan, 2001.)



Slika 1 – geografski prikaz Zemljine površine u vrijeme kasnog ordovicija (Li, Schieber, Fan, Li, & Zhang, 2017.)

3.2. Kasno – ordovicijska glacijacija

Glacijacija je počela početkom podepohe hiranija, ujedno i posljednje podepohe ordovicija. Jedna od hipoteza nastanka glacijacije podrazumijeva povećanje primarne produkcije u morima, čemu je okidač bio donos nutrijenata u površinske slojeve mora zbog pojave termalnih oceanskih strujanja. Oligotrofni ordovicijski oceani postali su eutrofni, što je rezultiralo pojačanim zakopavanjem organskog ugljika u oceanima. Uskoro je razina atmosferskog CO₂ postala dovoljno niska da dođe do potpune glacijacije.

Dokumentiran je ledeni prekrivač dužine više od 6000 km koji se protezao preko zapadne i sjeverne Afrike do Arapskog poluotoka. Budući da nije bilo kontinentata u blizini Sjevernog pola, glacijacija je ograničena na južnu hemisferu.

Dvije promjene u okolišu su najzaslužnije za prvi val izumiranja. Prva je bila snižavanje globalne temperature, što je bilo posebno pogubno za tadašnju faunu prilagođenu toploj klimi koju su omogućile velike količine stakleničkih plinova u tadašnjoj atmosferi. Druga promjena je snižavanje globalne razine mora uzrokovano izdvajanjem ogromnih količina vode u prostor južne polarne kape. Ta promjena je isušila mnoga epikontinentalna mora te eliminirala stanište mnogim endemskim zajednicama. Procjenjuje se da je razina mora pala za otprilike 100 m. (Sheehan, 2001.)

Glacijacija je završila krajem hirnantijske, kada je pomicanje Gondvane preko Južnog pola smanjilo snježne padaline, što je smanjilo veličinu polarne ledene kape. Otapanjem leda, povećava se količina vode, što usporava termalna strujanja. Smanjenjem strujanja, pada i količina nutrijenata u gornjim morskim slojevima, a s njom pada i primarna produkcija. (Sheehan, 2001.)

3.3. Izumiranje

Postojala su dva glavna pulsa izumiranja, prvi je nastupio početkom glacijacije, spuštanjem razine mora, mijenjanjem klime i ubrzavanjem morskih struja, a drugi krajem glacijacije, povišenjem razine mora, povratkom klime na staro te usporavanjem morskih struja. Međutim, ti pulsevi su bili uzrokovani raznim poremećajima u okolišu te su različiti okoliši bili pogođeni različitim poremećajima. Iako su neke skupine organizama bile pogođene jače, a neke slabije, gotovo sve veće proučavane skupine organizama su bile zahvaćene izumiranjem. U mnogim skupinama je izumiranje bilo koncentrirano u jednom od dva pulsa te su različite skupine pogođene na različite načine, npr. tropski organizmi su bili izloženi manjim promjenama u temperaturi od onih u višim geografskim širinama. (Sheehan, 2001.)

Epikontinentalna mora su imala izražene endemske provincije, a padom razine mora su organizmi pokušali migrirati u područja u kojima je već postojala uspostavljena zajednica faune. Budući da se endemske epikontinentalne vrste nisu uspjele nastaniti u marginalnim područjima tokom normalne razine mora, nisu uspjeli niti poslije pada razine.

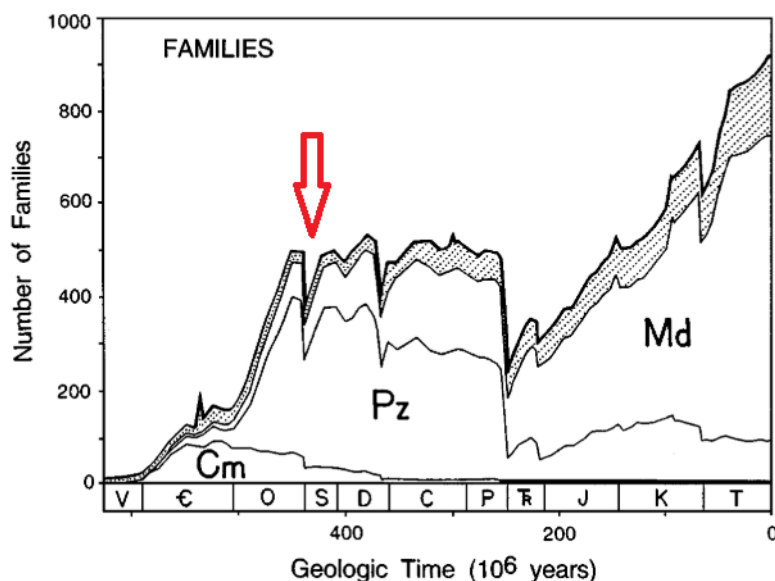
U područjima plitkomorskog bentosa, promjena razine mora nije imala pretjeranu ulogu u niti jednom od izumiranja. Zbog oblika otoka je pad razine mora čak doprinio povećanju površine plitkomorskog bentosa. Ono što je potaknulo izumiranje bile su klimatske promjene i uzlazne struje uzrokovane pojačanom morskom cirkulacijom. Nakon prvog pulsa izumiranja,

preživjele vrste su se prilagodile glacijalnim uvjetima, što je uzrokovalo drugi puls izumiranja krajem glacijacije.

Pelagička fauna u otvorenom moru, povukla se prema ekvatoru s jačanjem glacijacije. Smanjen areal kretanja, u kombinaciji s pojačanim strujanjem i uzlaznim strujanjem koji je osim nutrijenata donio i toksine iz dubokog mora, uzrokovali su prvi val izumiranja. Kao i u ostalim područjima, preživjele vrste su se prilagodile glacijalnim uvjetima te su bile pogođene drugim valom izumiranja krajem glacijacije. (Sheehan, 2001.)

3.4. Posljedice izumiranja

Brachiopodi su bili najčešći pripadnici bentosa u vrijeme ordovicija. Brojnost im se značajno smanjila u oba pulsa izumiranja. Koralji su bili najviše pogođeni u prvom pulsu izumiranja, dok drugi nije imao skoro nikakvog efekta na ovu skupinu. Epikontinentalna mora sjeverne Manitobe bilježili su 30 vrsta u 17 rodova, dok su za vrijeme glacijacije zabilježene 22 vrste u 15 rodova. Echinodermata su zabilježili nestanak 13 porodica, odnosno gubitak od otprilike 45% porodica; izumiranje im je bilo koncentrirano u prvom pulsu. Nakon izumiranja, raznolikost im se relativno brzo vratila na staro. Bryozoa bilježe pad brojnosti porodica od 13%, no bilježe i znatan pad raznolikosti; dvije dominantne skupine iz ordovicija, Cryptostomata i Trepotomata, nikad nisu nadoknadile bivšu raznolikost. Conodonti bilježe pad od čak 80% vrsta. Zbog specifičnosti lokaliteta na kojemu su pronađeni, nije moguće klasificirati izumiranje u prvi ili drugi puls. Ostracoda su izgubili trećinu porodica. Od Cephalopoda, najveće gubitke su doživjeli Nautilidi, kojima je od najmnogobrojnijih redova ostalo svega nekoliko rodova. Od 8 ordovicijskih redova, jedan je potpuno izumro, tri su preživjela te nadoknadila raznolikost, a četiri su preživjela, ali nikad nisu nadoknadili raznolikost. Graptoliti su bili iznimno pogođeni; geografska rasprostranjenost im se smanjila s globalne na tropski lokalitet. Raznolikost im je pala na svega 6 vrsta. Acritha su bili značajno reducirani za vrijeme izumiranja, ali su se oporavili i ostali relevantni tokom devona. Četiri glavne morfološke skupine preživjele su izumiranje. Trilobiti su dominantni pripadnici kambrijske evolucijske faune koja se smanjila još u vrijeme ordovicijske radijacije paleozojske evolucijske faune. Njihovo izumiranje bilo je najekstenzivnije u dubokomorskim okolišima, a manje izraženo u plićim okolišima. Nekoliko porodica je potpuno izumrlo. Inartikulatni Brachiopodi su bili teško pogođeni izumiranjem; 6 od 15 porodica je potpuno izumrlo, s time da nikad nisu povratili bioraznolikost u Siluru, kao što su to uspjele brojne druge porodice zahvaćene izumiranjem. (Sl. 2) (Sheehan, 2001.)



Slika 2 – Ovisnost broja porodica o geološkom vremenu. Izumiranje krajem ordovicija označeno crvenom strelicom. Cm – kambrijska evolucijska fauna; Pz – paleozojska evolucijska fauna; Md – moderna evolucijska fauna; sjenčano – slabo okoštena fauna prilagođeno prema (Sheehan, 2001.)

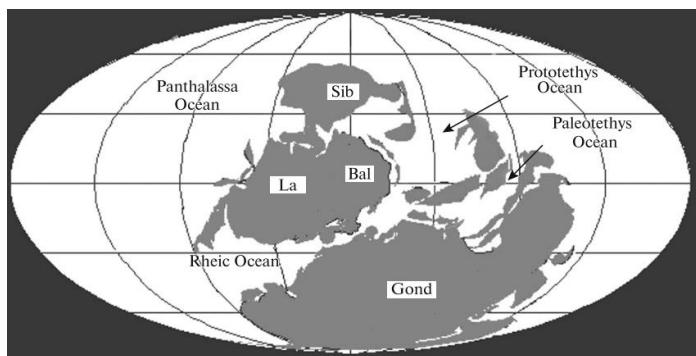
4. Izumiranje u kasnom devonu

Drugo od pet velikih izumiranja dogodilo se krajem devona. Broj vrsta smanjio se za 70 – 82%. Najveće krize su se dogodile na granici frana i famena te na granici devona i karbona. Litološka i geokemijska kompozicija sedimentata, vulkanskih depozita (kamenih ostataka u sedimentu nastali kao posljedica vulkanske erupcije) i impaktita (kamena koji je nastao ili je pak modificiran udarom svemirskog tijela), omjer ugljikovih i kisikovih izotopa, dokazi klimatske varijabilnosti i promjena razina mora nam svi govore o procesima koji su uvjetovali izumiranje. Kritični intervali su stratigrafski obilježeni slojevima crnih šejlova, odnosno sitnozrnatim škriljavim sedimentima koji su bogati organskom tvari, a za koje je karakteristično da se talože u anoksičnim ili euksiničnim uvjetima. Ti uvjeti podrazumijevaju vodu bez kisika, odnosno bez kisika te s povišenom koncentracijom slobodnog vodikovog sulfida (H₂S). Takvi uvjeti su ujedno i glavni uzroci izumiranja. Kasni devon obilježen je kombinacijom impaktnih događaja i ekstenzivnog vulkanizma, koji su imali slične posljedice; emisije štetnih kemijskih spojeva i aerosola koju su prouzrokovali efekt staklenika i zatamnjenje atmosfere koje je onemogućavalo fotosintezu i dovelo do razvoja anoksičnih uvjeta u morima. Hranidbeni lanci su se poremetili ili u potpunosti raspali, a biološka produktivnost je pala. Izumiranje se dogodilo kao posljedica svega navedenog. (Barash, 2016.)

Diljem cijelog svijeta, na stratigrafskim slojevima razgraničenja frana i famena vidljivi su tamni slojevi bitumenskog šejla, nazvani donji i gornji Kellwasser horizont. Pojava Kellwasser horizonata diljem svijeta nam govori o velikoj perturbaciji u globalnom ciklusu ugljika te se povezuje s kasno devonskim izumiranjem. (De Vleeschouwer et al., 2017.)

4.1. Svijet u vrijeme devona

U vrijeme izumiranja, kontinent Gondvana bio je u blizini Južnog pola (sl. 3) te se događala Kaledonska (Akadijska) orogeneza, pri kojoj su nastale planine u sjevernim dijelovima Irske i Britanije, na poluotoku Svalbard, na istočnom dijelu Grenlanda, u skandinavskom području te na sjevernom području centralne Europe. Nepovoljni uvjeti u okolišu se mogu očitovati po pojačanom trošenju silikata u povišenim kopnenim prostorima te po smanjenim koncentracijama stakleničkog CO₂ u atmosferi. Takvi su uvjeti mogli nastati zbog intenzivnog razvoja kopnene vegetacije i masovnog zakapanja organskog ugljika. Primarna produkcija bila je na visokoj razini zbog dotoka hranjivih tvari s kontinenata. Opetovani globalni razvoj facijesa (kamenih lica prepoznatljivih i karakterističnih osobina) crnih šejlova predstavlja značajke ekstremno nepovoljnih uvjeta koji su vladali krajem devona. Tim crnim šejlovima je taloženje omogućio visok pritok organskih tvari te anoksični uvjeti koji su omogućili njihovo uklapanje u sediment. (Barash, 2016)

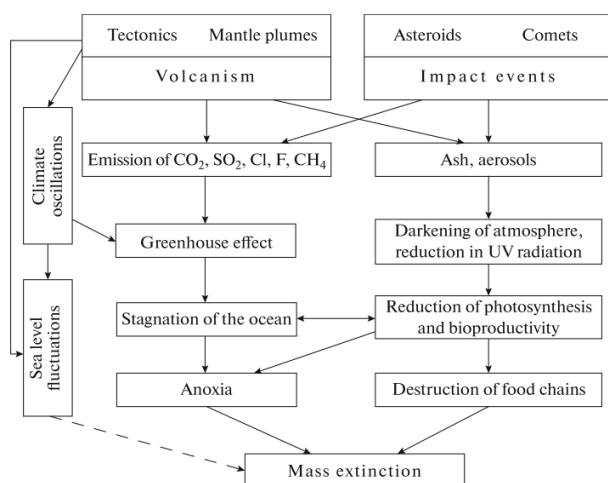


Slika 3 – geografski prikaz Zemljine površine u vrijeme kasnog devona (Barash, 2016.)

4.2 Uzroci izumiranja

Fransko doba bilo je obilježeno globalnim porastom razine mora. Izumiranje se dogodilo kada je razina naglo pala na granici frana i famena zbog glacijacije na južnoj hemisferi. Ti procesi rezultirali su redukcijom broja ekoloških niša za morske organizme što je uzrokovalo izumiranje. Famensko doba je bilo obilježeno globalnim padom razine mora, prekinutim glacioeustatskim povišenjima te kulminiralo manje značajnim hangenbergškim izumiranjem tokom novog oštrog pada razine mora uzrokovanog maksimalnom glacijacijom Gondvane. (Barash, 2016.)

Neki autori smatraju da je katastrofalno podizanje razine mora i izumiranje koje je uslijedilo u kasnom franu posljedica serije kometskih kiša. (Barash, 2016.) Klimatske promjene poput zatopljenja i zahlađenja također imaju ulogu u izumiranjima. Grijanja su povezana s vulkanskim erupcijama koje su obogatile atmosferu stakleničkim plinovima, dok su zahlađenja povezana s glacijacijom južne hemisfere i padom razine mora. Devonsko zahlađenje je najvjerojatnije izazvano povećanjem biomase kopnenih biljaka, koje su potrošile staklenički ugljikov dioksid iz atmosfere, pojačale trošenje sedimenta, i omogućile razvoj anoksije te zakopavanje velikih količina organskog ugljika. Zahlađenje je popraćeno izumiranjem grebenskih i ostalih morskih organizama niskih geografskih širina, preživljavanjem organizama otpornih na hladnoću tokom i nakon kriznih perioda te naglim fluktuacijama razine mora. Zahlađenje u niskim geografskim širinama je moglo nastati i zbog konvergencije Gondvane (današnje Južne Amerike, Afrike, Antarktike i Australije) i Laurencije (današnje Sjeverne Amerike) u području ekvatora, što je obustavilo ekvatorijalna morska strujanja i skrenulo visoko – širinske hladne struje u ekvatorijalno područje. (Barash, 2016.)

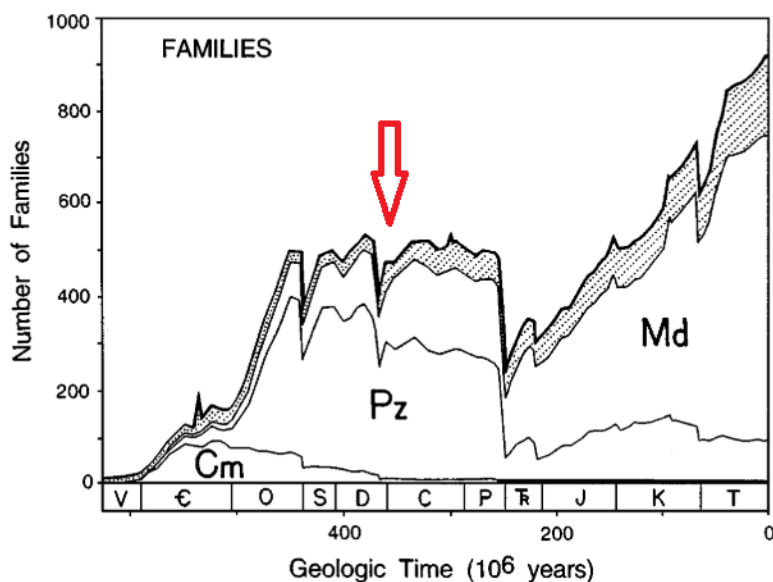


Slika 4 – M. A. Barash shematski prikazuje abiotske čimbenike koji utječu na kasno – devonsko izumiranje

4.3. Posljedice izumiranja

U izumiranju krajem devona, najviše su zahvaćeni morski organizmi, s time da im se bioraznolikost smanjila za 13 – 38% na razini porodica, 55 – 60% na razini rodova te 70 – 82% na razini vrsta. Najviše su stradale tropske vrste. Manjim dijelom su bili zahvaćeni i kopneni organizmi, s time da je 43 – 53% kopnenih biljnih taksona izumrlo.

33 porodice Brachiopoda su izumrle, s time da su 30 od njih bile tropske. Bryozoa su u devonu tvorili zajednicu od preko 1000 vrsta, a izumrli su prije većine ostalih organizama, negdje u razdoblju između živea i frana. 43% njihovih porodica, 64% rodova te 69% vrsta je izumrlo. 31% Bivalvia je izumrlo. Rugozni koralji su gotovo u potpunosti izumrli; 97% plitkomorskih i 60% dubokomorskih vrsta je izumrlo. Tabulatni koralji, koji su nastanjivali grebene, su izgubili 80% svojih rodova. Stromatoporoidea su bili glavni grebenotvorci Paleozoika, no nakon izumiranja su izgubili 50% svojih porodica, a ulogu grebenotvoraca su preuzele kalcerozne alge. Trilobitima je izumiranje imalo katastrofalne posljedice. Ostracoda su izgubili 70% porodica. Ammonoidea su također podnijeli teške gubitke; od 26 porodica, samo je jedna preživjela. Svi pripadnici skupine Chordata su pretrpjeli gubitke u raznolikosti, osim morskih pasa. Bioraznolikost Conodonta je drastično pala; 9 porodica Agnatha je nestalo, kao i 63 od 70 rodova Arthrodira kod Placoderma. Slatkovodni Placodermi su imali manje gubitke. (Barash, 2016.)



Slika 5 – Ovisnost broja porodica o geološkom vremenu. Izumiranje krajem devona označeno crvenom strelicom. prilagođeno prema (Sheehan, 2001.)

5. Izumiranje krajem perma

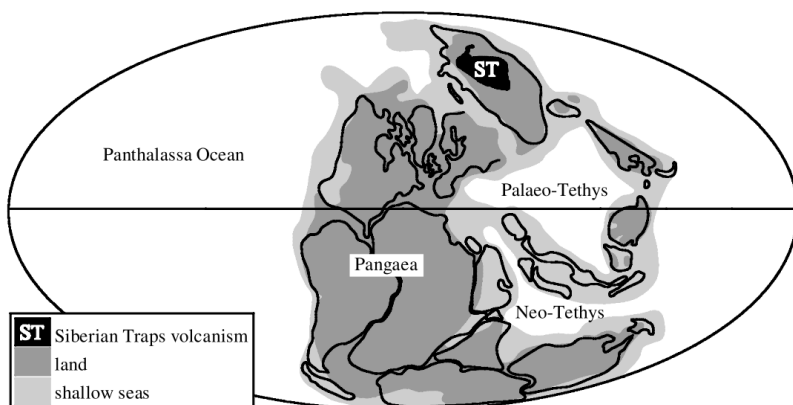
Masovno izumiranje koje se dogodilo na kraju perma, prije otprilike 250 milijuna godina, smatra se najvećim gubitkom života koji je Zemlja ikad iskusila. Smatra se da je otprilike 96% morskih organizama izumrlo te da su zahvaćene i kopnene biljke, kukci, vodozemci i gmazovi. (White, 2002.)

Prema nekim autorima, izumiranje se dogodilo u 2 pulsa. Istraživanje sedimenata na jugu Kine s granice perma i trijasa, daje podatke koji potvrđuju tu pretpostavku. (Song, Wignall, Tong, & Yin, 2013.)

Geološki zapis upućuje na značajne poremećaje u okolišu poput globalnog zatopljenja i stagnacije oceanskih voda. Glavni osumnjičenik za pomak Zemljine atmosfere u kritično stanje je masovni vulkanizam koji se događao na kraju perma i koji je bio sposoban napuniti atmosferu ugljikovim dioksidom i toksičnim plinovima, a u zadnje vrijeme se sumnja i da je Zemlja mogla pretrpjeti udar bolida u to vrijeme. (White, 2002.)

5.1. Svijet u vrijeme perma

Kako bismo mogli saznati više o okolnostima događanja krajem perma, potrebno je upoznati se s tadašnjim stanjem svijeta. Nažalost otprilike 70% Zemljine oceanske kore iz vremena perma je subduciralo u Zemljin plašt. Unatoč tome, nekoliko perm – trijas slojeva s kontinentskih margina je sačuvano. Karta permijanskog svijeta se znatno razlikuje od one današnjeg. Većina današnjih kontinenata je bila spojena u jedan veliki superkontinent Pangeu. Ocean zvan Panthalassa zauzimao je hemisferu zapadno od Pangee, dok je Tethys zauzimao istočnu stranu Pangee dijeleći se na Paleo-Tethys i Neo-Tethys. Većina sedimentnih sljedova potječu s margine Tethys oceana. (sl. 6) (White, 2002.)



Slika 6 – geografski prikaz zemljine površine s kraja perma (White, 2002.)

5.2. Uzroci izumiranja

R. V. White razlikuje 5 glavnih mogućih „krivaca“ za izumiranje, a to su: otpuštanje metan hidrata, masovni vulkanizam, impakt bolida, kombinacija vulkanizma i impakta te loša sreća u nepovoljno vrijeme. Pod nepovoljnim vremenom smatra činjenicu da Zemljini mehanizmi samoregulacije nisu radili na održivoj razini za događaje koji su se tada događali. Globalno zatopljenje je dovelo do niže topivosti kisika u površinskim vodama i do smanjenja cirkulacije struja. Rezultirajući pad količine nutrijenata u vodi je uzrokovao pad produktivnosti koji je smanjio potencijal biosfere za samoregulacijom. Na kraju slaba cirkulacija i stagnacija oceanske vode dovodi do anoksičnih uvjeta i izumiranja.

Metan hidrat je bijela kristalna tvar koja se sastoji od molekula metana u kavezu molekula vode i koja nastaje u uvjetima niske temperature i/ili visokog tlaka u područjima bogatim metanom. Uvjeti povoljni za stvaranje metan hidrata odgovaraju onima u današnjem permafrostu ili unutar kontinentskih sedimenata. Metan hidrat je sklon disocijaciji ukoliko tlak padne ili temperatura sedimenta naraste, a glavna posljedica disocijacije metan hidrata je otpuštanje znatne količine ugljika u atmosferu, što pridonosi podizanju razine stakleničkog ugljikovog dioksida i daljnjem podizanju temperature. Ovakav mehanizam pozitivne petlje svakako može pojačati učinak globalnog zatopljenja, ali ga ne može samostalno započeti, budući da je potrebno početno povišenje temperature sedimenta za početak disocijacije metan hidrata. (White, 2002.)

Glavnim krivcem prvobitnog remećenja sustava smatra se erupcija vulkanske provincije u Sibiru, tzv. Sibirskih trapa. (sl. 6) Vulkanizam može pogoditi biosferu na razne načine, a kako bi izazvao masovno izumiranje, njegovi efekti trebaju biti globalnog razmjera te trebaju utjecati na život u moru i na kopnu. Na kraćoj vremenskoj skali, vulkanizam može privremeno sniziti temperaturu zbog povećanja stratosferske koncentracije finog vulkanskog pepela i kiselih sumpornih aerosola koji apsorbiraju sunčevo zračenje. Od ostalih toksičnih spojeva koje vulkanizam izbacuje, značajni su klor i fluor koji mogu uzrokovati lokalne devastacije, s time da klor može uzrokovati i iscrpljivanje ozonskih zaliha ako konvekcijom, odnosno vertikalnim strujanjem zraka uzrokovanim gradijentom u gustoći i/ili temperaturi, dođe u stratosferu. Ti privremeni učinci traju samo nekoliko mjeseci ili godina, dok se pepeo i kiseli aerosoli ne istalože iz atmosfere. Vulkani također izbacuju velike količine ugljikovog dioksida, koji ostaje u atmosferi daleko duže od prethodno navedenih tvari te dugoročno uzrokuje povišenje temperature. Ovi učinci vulkanizma oslanjaju se ne dokaze izvedene iz recentnih erupcija, dok je erupcija Sibirskih trapa bila nekoliko redova veličine jača. Procjenjuje se da su pojedine

bazaltne eruptivne epizode imale volumen od oko 1300 km³ te da je svaka erupcija trajala otprilike jedno desetljeće. Rezultat takve erupcije u sjevernoj hemisferi bila je kratka „vulkanska zima“ popraćena kiselim kišama, toksičnim isparavanjima i blokadom sunčevog zračenja u višim slojevima atmosfere. Takav razvoj događaja je onemogućavao normalnu razinu fotosinteze i uzrokovao kolaps hranidbenih lanaca. Razmak između erupcija bio je nekoliko stotina godina, odnosno taman kada bi se okoliš počeo oporavljati od prethodne erupcije, dogodila bi se nova i započela ciklus ponovo. Upitno je bi li takav trend vulkanizma samostalno uzrokovao izumiranje permijanskog razmjera, no treba imati na umu i ostale faktore iz tog perioda. (White, 2002.)

Usprkos pretpostavci iz 80-ih i 90-ih kad se smatralo da je izumiranje trajalo otprilike 10 milijuna godina, terenskim istraživanjima je utvrđeno da se izumiranje dogodilo u vrlo kratkom geološkom periodu od otprilike nekoliko desetaka tisuća godina. Ta otkrića su potaknula pretpostavke da je Zemlja doživjela udar bolid. (Wignall, 2007.) Ukoliko bi udario u kontinent, bolid bi izazvao učinak sličan vulkanskoj erupciji, ali mnogo destruktivniji te s mnogo dužom, „impaktnom zimom“. Ukoliko bi pak udario u ocean, izazvao bi ogromne tsunamije diljem kontinentskih rubova. Sam udar bi mogao biti i okidač erupcije Sibirskih trapa, a ako bi se pak dogodio usred jedne od erupcija, učinak bi imao nezamislive posljedice. Zasad ne postoje čvrsti dokazi da se dogodio udar, jer su istraživani krateri ili pogrešne starosti, ili su pak premali da bi uzrokovali izumiranje. Međutim, nedostatak kratera ne može u potpunosti pobiti tu teoriju jer je moguće da je krater nestao u procesima subdukcije, erozije ili orogeneze. (White, 2002.)

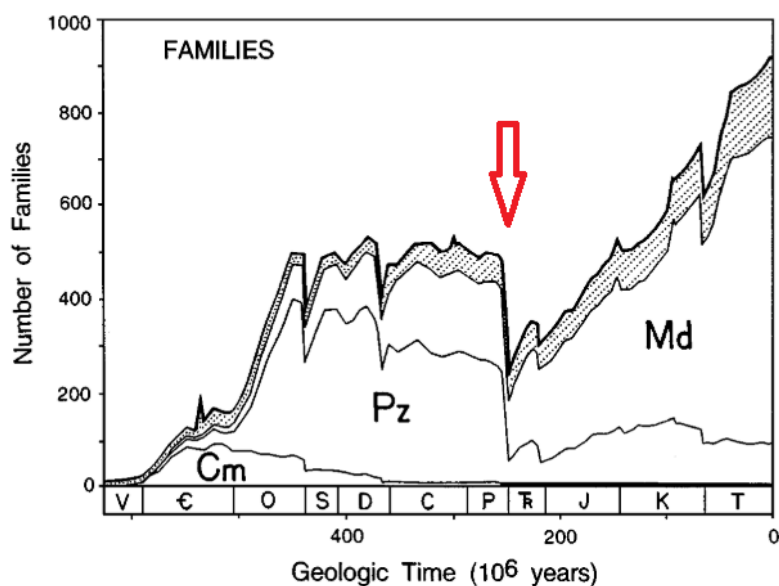
Budući da se, osim velikog morskog izumiranja, dogodilo i veliko kopneno izumiranje, ono se ne može pripisati samo klimatskim promjenama uzrokovanim vulkanizmom, bolidima i ostalim navedenim događajima, već se u pitanje dovodi i promjena kemijskog sastava atmosfere. Najpopularnija je pretpostavka da je došlo do uništenja ozonskog omotača i konsekventnog drastičnog povećanja ultraljubičastog B zračenja. Jedan od modela koji povezuje oceansko s kopnenim izumiranjem podrazumijeva da su oceani postali toliko euksinični da je iz njih otopljeni vodikov sulfid počeo „curiti“ u atmosferu, ujedno uništavajući ozonski omotač i trujući biljni i životinjski svijet. (Wignall, 2007.)

5.3. Posljedice izumiranja

Izumiranje krajem perma je, kao najveće izumiranje ikad zabilježeno, zahvatilo dosad nezabilježen broj organizama. Smatra se da je 96% morskih organizama nestalo, a zahvaćene su bile i kopnene biljke i životinje. Najgore su bile pogođene grupe organizama pričvršćene na oceansko dno, koje su preživljavale filtrirajući organski materijal iz stupca vode. Rugozni i tabulatni koralji su u potpunosti nestali, a zahvaćeni su i organizmi iz skupine Crinoidea, Bryozoa i Brachiopoda. Devastirani su i neki pokretni organizmi uključujući skupine Echinodermata, Ammonoidea, Foraminifera te posljednji živući trilobiti. Izumiranje foraminifera je bilo selektivno; kompleksne tropske vrste su bile najjače pogođene, dok su detritivorne vrste prošle s manje žrtava, kao i one čiji recentni rođaci danas žive u disaerobnim okolišima, odnosno okolišima sa smanjenom koncentracijom kisika. (White, 2002.)

Na kopnu, više od dvije trećine porodica gmazova i vodozemaca je izumrlo, a najviše biljojedne vrste. Izumiranje krajem perma je također jedino zabilježeno masivno izumiranje kukaca. (White, 2002.)

Kopnene biljke su također pretrpjele teže gubitke, a budući da je ovo izumiranje bilo toliko sveobuhvatno, jednostavnije bi bilo napraviti pregled organizama koji su preživjeli, odnosno kojima je s općim pogoršanjem uvjeta bilo bolje. U morskom okolišu, mikrofosili koji su bili prilagođeni na život u uvjetima smanjene koncentracije kisika, poput ostracoda i nekih foraminifera, su uspjeli opstati. Slobodno – plivajuće vrste poput riba ili konodonata su također relativno uspješno opstali. Također, u fosilnom zapisu je pronađen neuobičajeno velik broj fungalnih spora, što se objašnjava činjenicom da su gljive vrlo uspješno kolonizirale velike količine mrtve vegetacije, budući da nisu bile u kompeticiji s tada izumrlim skupinama kukaca za izvore hrane. (White, 2002.)



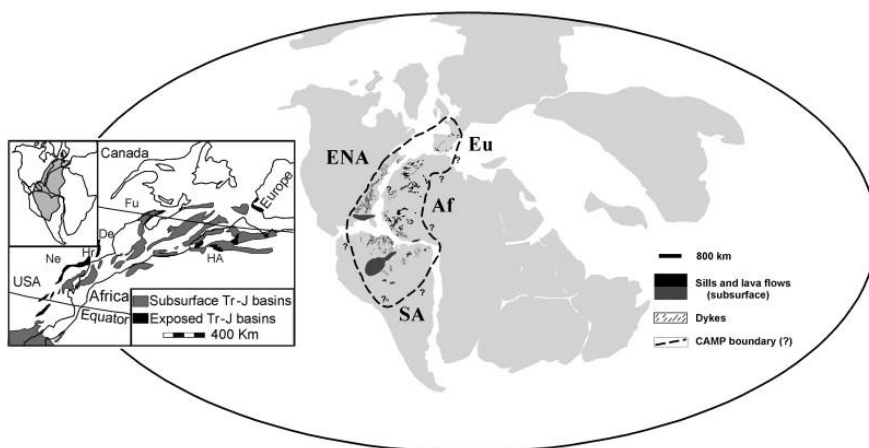
Slika 7 – Ovisnost broja porodica o geološkom vremenu. Izumiranje krajem perma označeno crvenom strelicom. prilagođeno prema (Sheehan, 2001.)

6. Izumiranje krajem trijasa

Prijelazom iz trijasa u juru, prije otprilike 200 milijuna godina započinje doba dinosaura. Taj prijelaz je obilježen masovnim izumiranjem koje obuhvaća gotovo 50% rodova morskih i kopnenih organizama. Izumiranje je blisko povezano s vulkanizmom u Centralnoj Atlantskoj Magmatskoj Provinciji (CAMP) koji je bio početna faza raspada superkontinenta Pangee. (Deenen et al., 2010.)

6.1. Svijet u vrijeme trijasa

Period tranzicije iz trijasa u juru obilježen je velikom promjenom u tektonskim pločama; superkontinent Pangea, koja je postojala otprilike 150 milijuna godina naglo je bila zahvaćena rascjepnim tektonskim pomacima, što je u konačnici dovelo do otvaranja središnjeg Atlantika sredinom jure. Prateći tektonske pomake, pojavila se masovna vulkanska aktivnost na području oko rascjepne zone. Pretpostavlja se da je površina vulkanske aktivnosti bila više od 10 milijuna km² sa svake strane rascjepa, dok su procjene volumena izbačenog vulkanskog materijala otprilike 2,3 milijuna km³, što bi činilo CAMP jednom od najvećih eruptivnih provincija u povijesti Zemlje. (Sl. 8) (Hautmann, 2014.)



Slika 8 – geografski prikaz Zemljine površine s kraja trijasa, CAMP regija obilježena isprekidanom crtom (Cirilli et al., 2009.)

6.2. Uzroci izumiranja

Hautmann u svome istraživanju navodi 6 glavnih uzroka izumiranja, a svi su na neki način povezani s CAMP vulkanizmom. Ti glavni uzroci su morska anoksija, promjene u razini mora, toksični elementi i spojevi, kratkoročno zahlađenje, zakiseljavanje oceana i globalno zatopljenje.

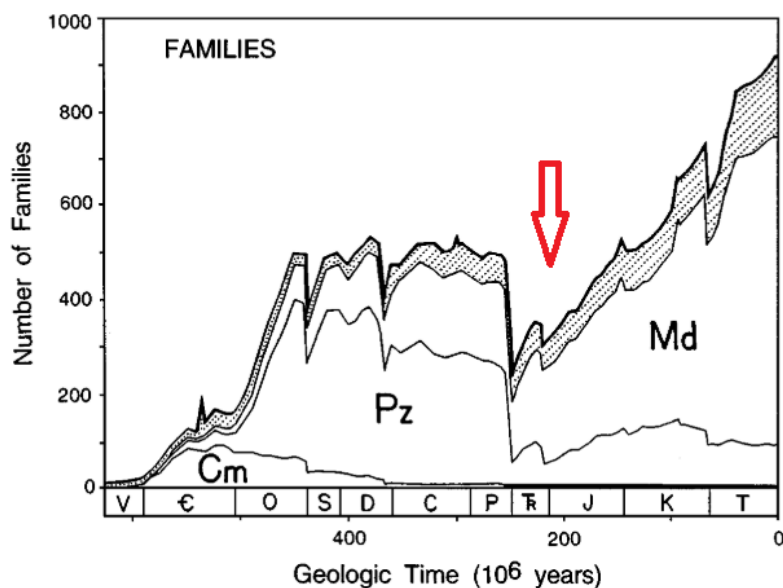
Najveća opasnost koju spuštanje ili izdizanje razine mora predstavlja je gubitak prostora i ekoloških niša u plitkomorskom okolišu, gdje je najveća koncentracija bioraznolikosti. Regresija ili transgresija samostalno nisu u stanju izazvati masovno izumiranje, no međutim smatra se da se na granici trijasa i jure dogodila opetovana i regresija i transgresija, što je imalo puno gore posljedice, pogotovo u kombinaciji sa širenjem pridnenih anoksičnih voda. Anoksija se uklapa u vulkanogenu teoriju izumiranja pretpostavljajući da je globalno zatopljenje izazvano ugljikovim dioksidom vulkanskog podrijetla uzrokovalo smanjenu razliku u gradijentu temperatura između ekvatora i polova te samim time i smanjenu cirkulaciju vode. Takav razvitak situacije doveo je do anoksije u pridnenim vodama, što je bilo značajan faktor u izumiranju. Osim stakleničkog CO₂, vulkani su izbacivali i toksične spojeve poput fluora i ostalih halogena, koji ne samo da mogu direktno ubiti organizme svojom prisutnošću, već dovode i do iscrpljivanja ozonskog omotača i stvaranja kiselih kiša ukoliko im se dovoljno poveća koncentracija u atmosferi. Osim halogena, pronađeni su i dokazi prisutnosti policikličkih aromatskih ugljikovodika koji su vjerojatno nastali u procesu nepotpunog sagorijevanja organske tvari zbog rastuće razine magme. Ti aromatski ugljikovodici su u kombinaciji s vulkanskim SO₂ pridonijeli izumiranju. Unatoč tome što je SO₂ staklenički plin, kratkoročno stvara kisele aerosole u atmosferi pa je tako i u ovom izumiranju, slično kao i u izumiranju krajem perma nastao relativno kratki hladni val koji je pridonio izumiranju,

posebice u tropskim krajevima. Nakon što je istekao životni vijek SO_2 u atmosferi, CO_2 , koji se mnogo duže zadržava u atmosferi, prouzrokovao je globalno zatopljenje. Povećanjem koncentracije CO_2 u zraku, povećava se i stopa hidrolize tog spoja u oceanskim vodama, što pak snižava pH oceanske vode i izaziva proces zakiseljavanja (acidifikacije) oceana. Direktna posljedica kiselih oceana je smanjenje koncentracije karbonatnih iona te posljedično smanjenje zasićenosti morske vode kalcijevim karbonatom, što je imalo devastirajući učinak na organizme koji inkrustiraju taj spoj u svojim kućicama ili egzoskeletima. (Hautmann, 2014.)

6.3. Posljedice izumiranja

Od svih organizama, najgore su prošli organizmi iz skupine Conodonta, koji su potpuno izumrli do kraja trijasa. Sve skupine Ammonoidea su izumrle osim dvije: Choristoceratidae, koje su na kratko preživjele u lokaliziranom području prije nego što su kasnije izumrle te Phylloceratinae, koje su omogućile Jursku diverzifikaciju Ammonoidea. Također su stradale i grebenotvorne vrste te je bilo potrebno 8 – 10 milijuna godina kako bi se grebenski sustavi obnovili. Procjenjuje se da je izumrlo 96% rodova Scleractinia koralja i 91% rodova Sphinctozoa spužvi, koji su u to vrijeme bili glavni grebenotvorci. Artikulirani Brachiopoda su pretrpjeli 71%-tni gubitak rodova, dok su od neartikuliranih Brachiopoda preživjela tek dva roda. Bivalvia su izgubile 40% morskih rodova, što je manje od prosjeka ostalih izumrlih morskih rodova. Infaunalni oblici su pretrpjeli teže gubitke od epifaunalnih zbog činjenice da su infaunalni oblici imali aragonitne ljuštore, koje su podložnije otapanju u zakiseljenim vodama, dok su epifaunalni uglavnom imali kalcitne. Teže je pak procijeniti gubitke gastropoda zbog činjenice da se taksonomski karakteristične vrste poput Protoconcha rijetko očuvaju u fosilnom zapisu, no smatra se da su pretrpjeli teže gubitke nego u permijanskom izumiranju. Također je izumrlo 35% rodova Foraminifera. Zabilježen je značajan pad raznolikosti aragonitnih vrsta, ali i porast raznolikosti aglutiniranih vrsta zbog smanjenja kompeticije. Izumrlo je i 29% radiolaria. Izumiranje su pretrpjeli i vodeni gmazovi, odnosno preciznije Thalattosaurus, ne-pleiosaurski Sauropterygia i ne-parvipelvijski Sauropterygia. S druge strane ribe su preživjele izumiranje gotovo bez ikakvih promjena u faunalnoj raznolikosti. (Hautmann, 2014.)

Na kopnu su biljke pretrpjele privremene perturbacije ekosustava, no samo je nekoliko taksona u potpunosti izgubljeno. Zajednice kopnenih tetrapoda jure se značajno razlikuju od svojih predaka iz trijasa, no nije utvrđeno da li se promjena dogodila sinkrono s izumiranjem morskih organizama, ili u neko drugo vrijeme. (Hautmann, 2014.)



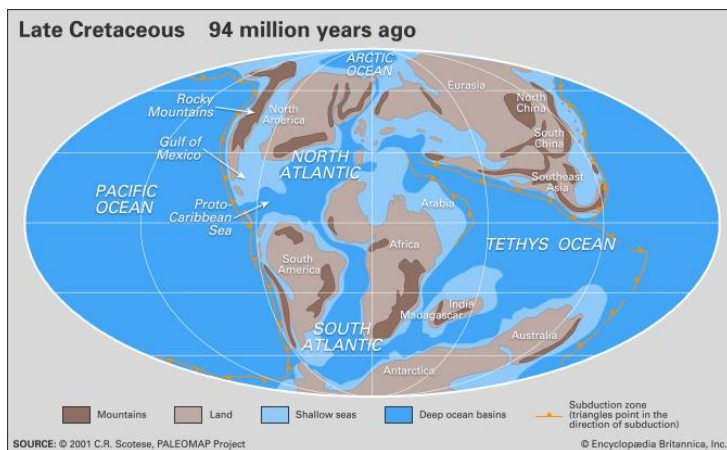
Slika 9 – Ovisnost broja porodica o geološkom vremenu. Izumiranje krajem trijasa označeno crvenom strelicom. prilagođeno prema (Sheehan, 2001.)

7. Izumiranje krajem krede

Granicu krede i paleogena, koja je bila prije otprilike 65,5 milijuna godina, obilježava jedno od tri najvećih masovnih izumiranja. Izumiranje se podudara s udarom velikog bolida u prostor današnjeg Chicxuluba, u Mexico. U široj javnosti je to najpoznatije izumiranje upravo zbog činjenice što su mu najveće žrtve bili dinosauri, makroorganizmi poznati većini ljudi te zbog glavnog uzroka izumiranja koji je upravo karakteristični udar bolida.

7.1. Svijet u vrijeme krede

Kreda je period koji se protezao od vremena prije 145 milijuna godina do prije 65 milijuna godina te se razlikovao od današnjeg svijeta u nekoliko bitnih aspekata. Prije svega, smatra se da su ga karakterizirali globalni topli staklenički uvjeti u kojima nije bilo polarnih ledenih kapa. Nadalje, kredske duboke oceanske vode bile su tople i slane te su potjecale iz područja niskih geografskih širina koje karakterizira visoka evaporacija, za razliku od današnjih hladnih dubokih oceanskih voda, koje potječu iz polarnih predjela. Kao treće, eustatska razina mora, koja se definira kao udaljenost od središta Zemlje do površine mora, je bila na visokoj razini, pogotovo u vrijeme kasne krede, kada se izumiranje i događalo. Kao posljedica visoke razine mora, većina kontinenata je imala plitka kontinentska mora na svom području. (sl. 10) (Droser et al., 1997.) Budući da je izumiranju najvećim dijelom pridonio udar bolida, tadašnji uvjeti u okolišu nisu odigrali preveliku ulogu u izumiranju.

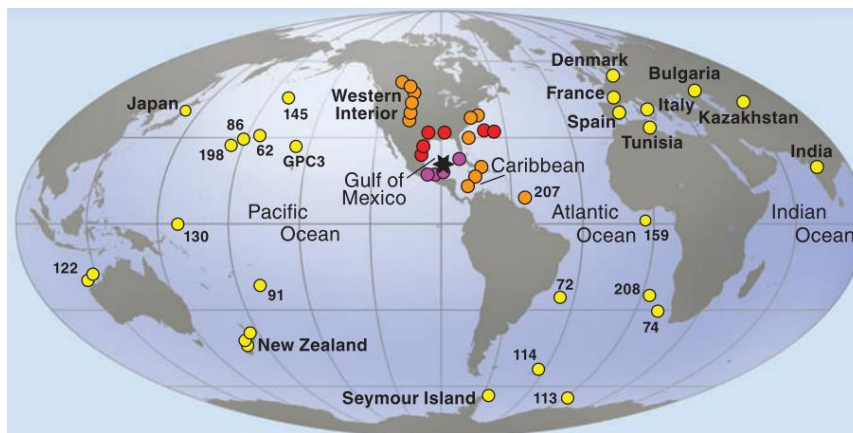


Slika 10 – geografski prikaz Zemljine površine u vrijeme kasne krede (Hansen & Koch, 2018.)

7.2. Uzroci izumiranja

Prije otprilike 40 godina, došlo je do otkrića anomalijски velike količine iridija i ostalih elemenata iz platinine grupe u glinskom sedimentu koji potječe iz razdoblja granice krede i paleogena. To otkriće je dovelo do hipoteze da je asteroid promjera oko 10 km udario u Zemlju i prouzročio jake posljedice koje su učinile brojna staništa nenastanjivima. Ta hipoteza je nadalje podržana pronalaskom udarom izbačenog materijala koji uključuje sferule, šokirane minerale i niklom bogate spinele. Distribucija izbačenog materijala je upućivala na udarni događaj u prostoru Meksičkog zaljeva ili Kariba. To predviđanje je potvrđeno otkrićem kratera u Chicxulubu na poluotoku Yucatan. (Schulte et al., 2010.) R. Mundil i drugi su u svome istraživanju pomoću $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ metode i ustvrdili sinkronost između udarnog događaja i izumiranja na kraju krede. (Mundil et al., 2013.) Matematički modeli pretpostavljaju da su veličina kratera i ispuštanje različitih plinova koji modificiraju klimu iz karbonatno i sulfatno bogatog pogođenog kamena mogli izazvati katastrofalne učinke u okolišu, među kojima su dugački period tame, globalno zahlađenje i kisele kiše. Ti učinci pružaju širok spektar mehanizama za ekološki raznolika, ali selektivna izumiranja. Predviđa se da bi udar dovoljnih razmjera da napravi krater u Chicxulubu mogao izazvati potrese magnitude veće 11, kolaps šelfova u okolini Yucatan platforme te raširene tsunamije koji bi poharali obale okolnih oceana. Osim toga pretpostavlja se i da je taj udar imao dovoljno energije da izbac i distribuira izbačeni materijal diljem svijeta, što je dodatno bilo olakšano zbog dekompozicije hlapljivim tvarima bogatih karbonatnih i sulfatnih sedimenata. (sl. 11) Dijelovi izbačenog materijala bili su uklopljeni u udarni pljusak, koji je bio mješavina vrelog zraka, kamenih projektila i udarne zone koja je bila dijelom rastopljena, a dijelom isparena od siline udara. Taj udarni pljusak se širio brzinom od nekoliko kilometara u sekundi, do preko 11 km/s, što je brzina veća od druge

kozmičke brzine na Zemlji. Ponovni ulazak izbačenog materijala kroz atmosferu diljem svijeta je pak izazvao puls toplinskog zračenja na tlu, koji iako nije bio dovoljno vruć da izazove zapaljenje drva, je bio dovoljan da napravi veliku štetu u biosferi. Geofizički modeli sugeriraju da su plinovi, pepeo i voda koji su bili izbačeni u atmosferu nakon udara, značajno promijenili klimatske uvjete. Procjenjuje se i da je trenutačno bilo izbačeno otprilike 100 do 500 gigatona sumpora, koji je u atmosferi tvorio sumporne aerosole koji su bili u stanju smanjiti temperaturu na Zemlji za do 10°C na period od nekoliko godina do nekoliko desetljeća. (Schulte et al., 2010.)



Slika 11 – Globalna distribucija ključnih kreda – paleogen graničnih sedimentnih lokacija na kojima su pronađeni dokazi izbačenog materijala. Zvezdicom je označen Chicxulub krater, dok su bojama razvrstane lokacije prema udaljenosti od kratera, gdje ljubičasta obilježava najbliže lokacije, a žuta najudaljenije (Schulte et al., 2010.)

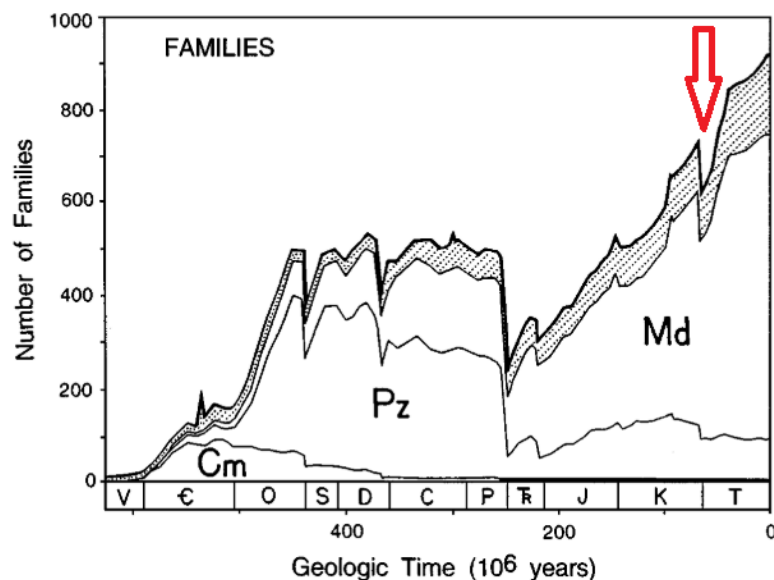
7.3. Posljedice izumiranja

Velik broj životinjskih skupina je u potpunosti nestao na granici krede i paleogena uključujući dinosaure koji nisu bili preci ptica, morske i leteće gmazove, organizme iz skupina Ammonoidea i Hippuritoida, dok su neke skupine pretrpjele teške gubitke ali nisu u potpunosti nestale poput planktonskih foraminifera, vapnenačkih nanofosila i kopnenih biljaka. Neke su pak skupine poput bentičkih foraminifera pretrpjele manje ili zanemarive gubitke, ali im se značajno promijenila sastavna kompozicija. Tama i supresija fotosinteze su za morski fitoplankton, koji je bio glavni pokretač morske produktivnosti, vjerojatno bili glavni okidači izumiranja. Postoji jasna razlika u stopi izumiranja između fitoplanktona s vapnenačkim ljušturama i onih s organskim ili silikatnim ljušturama. Iako je površinsko zakiseljavanje oceana koje je nastupilo nakon udara pridonijelo tome, ovakva selekcija se događala na temelju sposobnosti organizama da prežive akutni stres. Tako su npr. dinoflagelati preživjeli zbog svoje sposobnosti da stvaraju ciste. Takvo izumiranje vapnenačkih primarnih producenata je izazvalo veliko gladovanje kroz gornje redove hranidbenog lanca, što objašnjava izumiranje organizama

koji su se oslanjali na fitoplankton kao primarni izvor hrane i višu stopu preživljavanja organizama u detritivornim hranidbenim lancima. (Schulte et al., 2010.)

Na kopnu, gubitak raznolike vegetacije te nastupanje skoka u količini paprati i spora u fosilnom zapisu, govori nam o trenutnom uništenju šumskih zajednica, koje se dogodilo u razdoblju od nekoliko dana ili tjedana od udara. Pad u količini fotosinteze očituje se i u velikom broju fungálnih spora u tankom sloju sedimenta pronađenom na Novom Zelandu, koji prethodi sukcesiji paprati. Analogno morskim staništima, uništenje šumskih zajednica na kopnu je imalo sličan katastrofičan učinak na organizme koji su se oslanjali na primarne producente, dok su detritivorni hranidbeni lanci bili manje osujećeni (primjerice jezera).

Izumiranje kao konačnu dugoročnu posljedicu ima nastup preživjelih oportunističkih vrsta na evolucijsku scenu i konstantnu radijaciju novih taksona koja je evidentna u sedimentu nakon granice krede i paleogena. (Schulte et al., 2010.)



Slika 12 – Ovisnost broja porodica o geološkom vremenu. Izumiranje krajem krede označeno crvenom strelicom. prilagođeno prema (Sheehan, 2001.)

8. Zaključak

Život na Zemlji je od svog početka kroz geološku prošlost prošao kroz mnoga iskušenja. Usprkos svim opasnostima, klimatskim promjenama, masovnom vulkanizmu, udarima svemirskih tijela, glacijacijama i globalnim zatopljenjima, život je uvijek opstao i oporavio se te u konačnici postao jači, otporniji i raznolikiji nego prije. Ta činjenica nam može dati malo optimizma za budućnost nakon sadašnjeg perioda, koji mnogi stručnjaci nazivaju šestim masovnim izumiranjem.

9. Literatura

- Barash, M. S. (2016). Causes of the great mass extinction of marine organisms in the Late Devonian. *Oceanology*, 56(6), 863–875. <https://doi.org/10.1134/s0001437016050015>
- Cirilli, S., Marzoli, A., Tanner, L., Bertrand, H., Buratti, N., Jourdan, F., ... Renne, P. R. (2009). Latest Triassic onset of the Central Atlantic Magmatic Province (CAMP) volcanism in the Fundy Basin (Nova Scotia): New stratigraphic constraints. *Earth and Planetary Science Letters*, 286(3–4), 514–525. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.07.021>
- De Vleeschouwer, D., Da Silva, A. C., Sinnesael, M., Chen, D., Day, J. E., Whalen, M. T., ... Claey, P. (2017). Timing and pacing of the Late Devonian mass extinction event regulated by eccentricity and obliquity. *Nature Communications*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02407-1>
- Deenen, M. H. L., Ruhl, M., Bonis, N. R., Krijgsman, W., Kuerschner, W. M., Reitsma, M., & van Bergen, M. J. (2010). A new chronology for the end-Triassic mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, 291(1–4), 113–125. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.01.003>
- Droser, M. L., Bottjer, D. J., & Sheehan, P. M. (1997). Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. *Geology*, 25(2), 167–170. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1997\)025<0167:ETEAOM>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1997)025<0167:ETEAOM>2.3.CO;2)
- Hansen, T. A., & Koch, C. F. (2018). The Cretaceous environment Paleogeography. *Encyclopædia Britannica*, 1–15. Retrieved from <https://www.britannica.com/science/Cretaceous-Period>
- Hautmann, M. (2014). *Extinction: End-Triassic Mass Extinction*. (January 2012). <https://doi.org/10.5167/uzh-74168>
- Jablonski, D. (2001). Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5393–5398. <https://doi.org/10.1073/pnas.101092598>
- Jablonski, David. (2005). Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology*, 31(sp5), 192–210. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2005\)031\[0192:meam\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2005)031[0192:meam]2.0.co;2)
- Li, Y., Schieber, J., Fan, T., Li, Z., & Zhang, J. (2017). Regional depositional changes and their controls on carbon and sulfur cycling across the Ordovician-Silurian boundary, northwestern Guizhou, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology,*

- Palaeoecology*, 485(October), 816–832. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.039>
- Mundil, R., Smit, J., Morgan, E. L., Mitchell III, W. S., Mark, D. F., Kuiper, F. K., ... Renne, P. R. (2013). Time Scales of Critical Events Around the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 4152(339 (6120)), 684–687.
- Reznick, D. N., & Ricklefs, R. E. (2009). Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, 457(7231), 837–842. <https://doi.org/10.1038/nature07894>
- Schulte, P., Melosh, J., Bown, P. R., Kring, D. A., Gulick, S. P. S., Claeys, P., ... MacLeod, K. G. (2010). The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327(5970), 1214–1218. <https://doi.org/10.1126/science.1177265>
- Sheehan, P. M. (2001). The Late Ordovician Mass Extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29(1), 331–364. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.29.1.331>
- Song, H., Wignall, P. B., Tong, J., & Yin, H. (2013). Two pulses of extinction during the Permian-Triassic crisis. *Nature Geoscience*, 6(1), 52–56. <https://doi.org/10.1038/ngeo1649>
- White, R. V. (2002). Earth's biggest “whodunnit”: Unravelling the clues in the case of the end-Permian mass extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360(1801), 2963–2985. <https://doi.org/10.1098/rsta.2002.1097>
- Wignall, P. B. (2007). The End-Permian mass extinction - How bad did it get? *Geobiology*, 5(4), 303–309. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2007.00130.x>

10. Sažetak

U ovom završnom seminaru navedena su sva izumiranja u geološkoj povijesti Zemlje. Iznesen je i pregled događaja u svakom izumiranju te dokazi koji ih potvrđuju. Pregled događaja obuhvaća uzroke i posljedice izumiranja te skupine organizama najviše pogođene svakim izumiranjem.

11. Summary

This final seminar mentions every mass extinction in the geological history of Earth. There is also an overview of important events in each mass extinction accompanied by evidence. The overview encompasses causes and effects of each extinction event in addition to groups of organisms that were affected the hardest.